Caldasia 26(2) 2004: 333-358

ARQUITECTURA DE RAÍCES Y VÁSTAGOS DE *VISMIA BACCIFERA* Y DE RAÍCES DE *VISMIA MACROPHYLLA* (CLUSIACEAE)

Architectural analysis of *Vismia baccifera* (roots and shoots) and *Vismia macrophylla* (roots) (Clusiaceae)

TATIANA ARIAS
Instituto de Biología, Universidad de Antioquia, Apartado 1226, Medellín, Colombia. tarias60@hotmail.com

RESUMEN
Se estudió la arquitectura de raíces y vástagos de *Vismia baccifera* y raíces de *V. macrophylla* (Clusiaceae). Los sistemas de raíces de ambas especies presentan características similares en los ejes. *V. macrophylla* tiene un orden jerárquico menos que *V. baccifera* y su unidad arquitectónica se completa más rápidamente. *V. baccifera* presenta el modelo arquitectónico de Attims mientras *V. macrophylla* exhibe el modelo de Troll. No se encontró coincidencia ni simultaneidad entre las etapas de desarrollo de raíces y de vástagos. En ambas especies se encontró un mayor número de ejes en las raíces con respecto a los vástagos. Con respecto a otras especies del género estudiadas anteriormente, se encontraron diferencias en la arquitectura caulinar principalmente en lo referente a la plagiotropía secundaria, los monopodios inestables y la localización de las inflorescencias.

Palabras clave. Arquitectura arbórea, arquitectura de raíces, morfología vegetal, *Vismia*.

ABSTRACT
The architecture of the root and shoot systems were examined in *Vismia baccifera* and *V. macrophylla* (Clusiaceae). The root systems of both species display a large number of similarities in their axes, however *V. macrophylla* exhibits a lower number (one) of hierarchic levels and seems to complete its architectural units sooner than *V. baccifera*. The architecture of *V. baccifera* corresponds to Attim's model while that of *V. macrophylla*, to Troll's model. Roots and shoots develop asyncronally, not simultaneously, and in general root systems of both taxa tend to show more kinds of axis than the shoot system. Several significant differences were found in the shoot architecture among these species and other, previously examined, in the genus *Vismia*, in particular those regarding the secondary plagiotropy, unstable monopodia and inflorescences position.

Key words. Tree architecture, root architecture, plant morphology, *Vismia*.

INTRODUCCIÓN

El estudio de la forma en los árboles tropicales desarrollado por Hallé & Oldeman (1970) y posteriormente extendido por Hallé *et al.* (1978), entre otros, hace referencia a la arquitectura, definida como la expresión morfológica, visible, del programa de crecimiento de una planta, en una etapa específica de su desarrollo; este concepto es estático y momentáneo. Mientras el concepto de modelo arquitectónico se refiere al programa de crecimiento de una planta que está determinado genéticamente y que define y explica las fases arquitecturales sucesivas por las cuales atraviesa un árbol (Hallé *et al.* 1978, Tomlinson 1987, Barthélémy 1991), el modelo implica la elaboración de un conjunto de reglas básicas para la construcción de una planta. Hallé *et al.* (1978) recopilaron las modalidades de crecimiento, ramificación y diferenciación de los ejes aéreos de árboles encontrando 23 tipos de combinaciones en la naturaleza, que denominaron "modelos arquitectónicos". Sin embargo existe una variada de plasticidad fenotípica y ciertas especies pueden combinar elementos de un número de modelos contrastantes (Jenik 1978).

Los estudios sobre la arquitectura de árboles involucran tres fases básicas para su desarrollo: la identificación y caracterización de los diferentes elementos que conforman el sistema, el esquema relativo de los ejes y su relación jerárquica y, por último, la secuencia en la que los diferentes componentes del sistema aparecen y se desarrollan (Jourdan *et al.* 2000). Los métodos empleados en arquitectura permiten observar a los individuos del ecosistema como entes dinámicos en los cuales tres factores son fundamentales en la regulación de su plan de crecimiento y desarrollo, la genética, la morfogénesis y las condiciones del medio (Jiménez 2000, Jiménez *et al.* 2002).

El concepto de arquitectura de árboles puede ser aplicado a todos los sistemas con forma organizada (Hallé *et al.* 1978, Bell & Tomlinson 1980). Jenik (1978) propone una descripción de modelos arquitectónicos para raíces observando características morfológicas como la capacidad de engrosamiento secundario de los ejes, la estructura general de las raíces esqueléticas en adultos, las relaciones entre subsistemas de raíces terrestres y aéreas, los cambios durante el ciclo de vida del árbol, la presencia de formas "anormales", y las modificaciones fenotípicas causadas por el ambiente. Los sistemas de raíces se comportan como objetos geométricos complejos, dentro de los cuales la adquisición y la utilización de recursos no es uniforme debido a que interactúan dinámicamente con un ambiente edáfico, espacial y temporalmente heterogéneo (Wullschleger *et al.* 1994).

Los primeros botánicos griegos reconocieron la importancia del estudio de las raíces, y las utilizaron como fuente para la obtención de drogas. En tiempos modernos, cuando la botánica comenzó a separarse de la medicina, el estudio de la raíces perdió interés (Arber 1930). Goethe (1790, citado por Arber 1930) prácticamente las ignoró en sus estudios de morfología vegetal, y la mayoría de botánicos modernos han puesto poca atención a su estudio (Arber 1930, Jenik 1978), aunque las adoptan como una unidad morfológica implícita. Gray (1887, citado por Arber 1930) fue una excepción, al sugerir que la raíz era subsidiaria al tallo, porque creía que la radícula se desarrollaba endógenamente desde la plúmula, mientras que Arber (1930) propuso que los tallos y las hojas, y los tallos y las raíces, pueden ser tratados como entidades morfológicas no discretas, además de sugerir que las raíces y las hojas pueden ser comparables, debido a que ambas son en parte ejes.

En Colombia los estudios morfológicos centrados en los sistemas de raíces son escasos, especialmente con énfasis en la arquitectura (Pavlis & Jenik 2000, Arias 2002). Los órganos subterráneos de los árboles tropicales son poco conocidos, y su estructura y distribución en los horizontes del suelo no ha sido estudiada en detalle como consecuencia directa de la dificultad metodológica en la "rizología" (Atger & Edelin 1994), y de la alta diversidad de especies tropicales (Pavlis & Jenik 2000). El acceso limitado a las raíces mediante excavaciones meticulosas (Jenik 1978), la ausencia de un marco conceptual sólido, y el desconocimiento de patrones de construcción similares en especies diferentes, son causas que dificultan la estructuración teórica de esta disciplina. Se hace necesario realizar estudios donde el desarrollo y la construcción de los árboles se analicen como un todo, los sistemas de vástagos y raíces, sin fraccionarlos como dos entidades separadas.

Las pocas investigaciones existentes a nivel de arquitectura de raíces involucran una gran cantidad de especies haciendo que la información sobre cada uno de los sistemas sea preliminar (Atger & Édelin 1994). Dichos estudios describen la forma general del sistema y la diversidad de formas en función del ambiente, sin tener en cuenta la ontogenia del mismo (Jenik 1978).

En este trabajo se describirá la arquitectura y otros atributos morfológicos del sistema de raíces y vástagos de *Vismia baccifera* (L.) Triana & Planchon y del sistema de raíces de *Vismia macrophylla* Kunth (Clusiaceae) en todas las etapas de su desarrollo, además de comparar los patrones en la arquitectura del vástago y las raíces de las dos especies.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio: el área de estudio se localiza al Norte del departamento de Antioquia, en la cuenca hidrográfica del río Porce, jurisdicción de los municipios de Yolombó, Amalfi y Gómez Plata (6º49.287' N, 75º09.573' W), a una distancia de 120 km de Medellín por carretera. El área se encuentra en la transición de los pisos premontano y tropical (entre 900 y 1000 msnm) y abarca aproximadamente 5500 ha (Sierra 2001), "correspondientes a un valle abierto con una franja central de colinas bajas muy disectadas, acompañadas de depósitos aluviales" (Urrego & González 2000). Las pendientes promedio son de 22-25°, con pendientes locales muy frecuentes hasta de 36-45°. La temperatura media anual es de 22.8° C, la humedad relativa del orden de 83%, y la precipitación media anual es de 3050 mm (Urrego & González 2000). La zona comprende un conjunto de fragmentos en diferentes estados serales, que van desde rastrojos y pastizales (4075.58 ha) hasta bosques primarios poco intervenidos (609.45 ha; Jaramillo 1989, Berruet & Loaiza 2001). Los suelos fueron utilizados anteriormente en ganadería y agricultura poco tecnificada, aunque ahora se ha propiciado la regeneración de la vegetación natural (Sierra 2001). En el área están presentes dos órdenes de suelos, Entisoles e Inceptisoles (Urrego & González 2000).

Métodos: en *Vismia macrophylla* solo se estudió el sistema de raíces debido a que las descripciones del vástago fueron previamente realizadas por Vester (1997) en la Amazonía Colombiana.

Excavaciones y observaciones: se estudiaron los sistemas de raíces y vástagos de 42 individuos de *Vismia baccifera*, y los sistemas de raíces de 32 individuos de *V. macrophylla*. Los sistemas de raíces fueron excavados mediante el uso de diferentes herramientas y del agua para aflojar la tierra. Cada raíz horizontal fue desenterrada desde su origen hasta su ápice; cuando no fue posible se midió el diámetro del lugar de fractura. Este proceso se repitió para las raíces laterales hasta alcanzar los ejes de la periferia. Los ejemplares botánicos testigo fueron depositados en el Herbario de la Universidad de Antioquia (HUA), Medellín, Colombia, bajo los números de colección de *T. Arias 9, 16, 21, 23* para *Vismia baccifera*, y 6 y 12 para *V. macrophylla*.

Identificación y caracterización de los ejes: se utilizó la metodología propuesta por Atger & Édelin (1994), en la cual se identifica cada eje del árbol de acuerdo con el orden de aparición (Barthélémy 1991) y con una caracterización basada en criterios morfológicos (Jourdan *et al.* 2000). El orden de ramificación se determinó de acuerdo con su localización en el árbol completo (árbol del presente). El eje principal en el tronco fue llamado A1, mientras en la radícula fue llamado B1, y se caracteriza por su derivación directa de los dos polos de crecimiento del embrión. Sus formaciones laterales, las ramas en el tronco fueron llamadas A2, mientras las raíces de exploración creciendo desde la radícula fueron llamadas B2. Las formaciones laterales derivadas de éstas, A3 y B3, y así sucesivamente. Por su parte, el tamaño y la complejidad de las estructuras de los árboles estudiados se evaluaron mediante las reglas de Corner (Hallé *et al.* 1978): (1) la estructura de mayor tamaño es el tallo, y las más pequeñas y complejas son los apéndices (hojas); (2) generalmente el tamaño disminuye con el aumento en el orden de ramificación hasta llegar a los apéndices (las estructuras más pequeñas).

Las reiteraciones, están subordinadas en el vástago a los ejes A1, A2, A3 y en las raíces a los ejes B1, B2, B3. En ambos sistemas, fueron jerarquizadas de acuerdo con el eje donde se originan, así: una reiteración que repite la arquitectura del eje A1 se denomina A1’, mientras una que repita el eje B1 se denomina B1’, si sobre estas reiteraciones se generan otras idénticas reciben los nombres de A1», A1’» ó B1», B1’» respectivamente, y así sucesivamente.

Una reiteración parcial de un eje, A2 ó B2, fue denominada según su orden de aparición A2’, A2», A2’» ó B2’, B2», B3’» respectivamente, y así sucesivamente. Además, existen diferentes tipos de reiteraciones, unas que resultan de un daño, llamadas traumáticas, y otras que surgen de una adaptación de la planta a la energía incidente, llamadas adaptativas (de Castro e Santos 1980, Vester 1997).

Se tuvo en cuenta la presencia o no de **reiteración automática (RA),** “uno de los procesos más frecuentes pero menos evidentes en un árbol”, que sucede cuando el eje epicotiledonar (A1) produce primero ejes A3 directamente**,** y luego ejes A2 que a su vez producen A3; con el tiempo, dichos A2 cambian su orientación, adquieren un mayor grosor y se dediferencian hasta A1 (Vester 1997). Esto sucede mediante: (a) **metamorfosis**, cuando un eje pasa de formar un tipo de eje subordinado a otro (Bell 1994); y (b) **ramificación de intercalación**, cuando aparecen órdenes de ramas entre los ejes menos y más especializados (Vester 1997).

Existen tres tipos de árboles de acuerdo con su potencial de crecimiento en el bosque (Hallé *et al.* 1978). Los árboles del futuro, que tienen todo el potencial para expandir su copa, y están aun en el proceso de conformar su modelo; los árboles del presente, que alcanzan la máxima expansión de su copa y poseen reiteraciones arbóreas, arbustivas y herbáceas (definidas de acuerdo al tamaño y a la fase del árbol que están repitiendo) y los árboles del pasado, donde la copa está degenerándose, y hay una desincronización en los ritmos biológicos (de Castro e Santos 1980, Vester 1997, Vester & Cleef 1998).

Fue necesario redefinir algunos de los términos que se emplean comúnmente en el análisis arquitectónico de los sistemas caulinares para definir la unidad arquitectónica (Vester 1997, Jiménez *et al.* 2002), debido a que muchos de los conceptos no pueden ser aplicados a los sistemas de raíces, principalmente porque en estos últimos no se forman apéndices y la ubicación de sus tejidos meristemáticos es estrictamente interna (Romberger 1963). A fin de precisar estas definiciones, se incluyen los siguientes criterios.

Ramificación rítmica (cuando hay una producción periódica de ramas y periodos de mas o menos intenso desarrollo y crecimiento),

continua (cuando a partir de todas las yemas de un eje se forman ramas silépticas) o **difusa** (cuando no existe un patrón evidente de ubicación de los ejes sobre una matriz; Hallé *et al*. 1978). **Eje monopódico** (cuando la construcción del eje monoaxial es el resultado de la actividad de un solo meristema; Hallé *et al.* 1978, Atger & Édelin 1994), o **monopódio inestable** (ejes monopódicos con una desactivación fácil pero impredecible del meristema apical; Oldeman 1974, Vester 1997, 1999). Los **nudos de bayoneta** se presentan en un eje cuando el meristema terminal ha sido fracturado (desaparición del meristema debido a un daño mecánico del eje) o abortado, y hay un relevo del crecimiento por un meristema que se encontraba en reposo, conformando un monopodio inestable (Oldeman 1974), o un simpodio irregular (Hallé *et al*. 1978). En los árboles con construcción en **tenedor** la sustitución se produce simultáneamente por dos ejes (Hallé *et al*. 1978). Ambos fenómenos pueden presentarse de manera sucesiva conformando "tenedores" o "nudos de bayoneta" múltiples. **Crecimiento rítmico** (cuando el eje pasa por una alternancia regular entre períodos de elongación y de reposo), o **continuo** cuando no hay períodos de latencia, mostrando sincronización entre organogénesis y elongación (Hallé *et al.* 1978, Barthélémy 1991, Vester 1997); el crecimiento rítmico de las raíces responde a una alternancia regular de períodos de reposo y alargamiento que no dejan ninguna traza morfológica sobre el eje (Romberger 1963, Atger & Édelin 1994). **Ortotropía** (filotaxia decusada, orientación vertical y simetría radial del eje; **plagiotropía** (filotaxia en un plano, orientación horizontal y simetría bilateral); o **plagiotropía secundaria** "ejes ortotrópicamente dorsiventrales, que no son estrictamente plagiótropos", es decir, ejes con una combinación de características morfológicas de ejes ortótropos y plagiótropos, que poseen filotaxia decusada y simetría radial, pero las hojas están dispuestas secundariamente en un plano (Oldeman 1989 citado por Vester 1997); la orientación de las raíces fue categorizada en: **ortogravitrópicas,** cuando la radícula se orienta con la gravedad; **gravitrópicas,** cuando los demás ejes se orientan con la gravedad; **agravitrópicas,** cuando crecen en contra de la gravedad; y **diagravitrópicas,** cuando crecen horizontalmente (Cannon 1949, Larsen 1962, Jenik 1978, Jourdan *et al*. 2000). **Crecimiento definido** (cuando el meristema terminal del eje se transforma en una flor, inflorescencia o un domo parenquimatoso, y por lo tanto deja de funcionar en un momento dado), o **indefinido** (el meristema apical tiene una habilidad indefinida de crecimiento; véase Barthélémy 1991). Una raíz tiene crecimiento definido cuando a partir de un estado de su ontogenia no se observa crecimiento en longitud, grado de ramificación y diámetro, alcanzando su estructura y máximo desarrollo en los individuos más maduros; si los ejes se alargan indefinidamente sin modificar su estructura, entonces no alcanzan su máximo desarrollo y su crecimiento es indefinido (Jenik 1978, Atger & Édelin 1994, Jourdan *et al.* 2000). **Silepsis** (cuando la extensión del eje terminal o principal y el axilar o lateral es simultánea), o **prolepsis** (el meristema pasa por un período de latencia; véase Bell 1991). Características como la distancia al ápice del eje, el ángulo de apertura, la similitud de los diámetros, el grado de ramificación y la textura indican si la ramificación es inmediata en las raíces (Atger & Édelin 1994) o si, por el contrario, el desarrollo de un eje lateral ocurre mucho después de la formación del eje que le dio origen (Hallé *et al.* 1978).

Los perfiles de ambos sistemas en cada individuo fueron fotografiados y dibujados a escala. Se escogieron los dibujos que ilustran con mayor claridad el modelo arquitectónico de las especies para ser digitalizados mediante *AutoCAD 2000*.

Para describir la forma de las raíces se estableció si son cónicas, cilíndricas, pivotantes, delgadas o filiformes, y la sinuosidad (media o baja). Además, se midieron ángulos de orientación de la ramificación, diámetro de la base (DAB) y el largo de la raíz principal, y para los ejes de segundo orden en adelante, se calculó la media y la desviación estándar para ca. de 5-10 ejes. Se anotaron otros aspectos como el color, la presencia de órganos de almacenamiento, escamas o pelos radicales, y el grado de lignificación (fuerte, medio o nulo). En cuanto a su morfología, se utilizaron los siguientes parámetros propuestos por Jenik (1978): (1) aspectos morfogenéticos*:* identificación de subsistemas de las raíces, posición de las raíces (distales, proximales o uniformemente distribuidas sobre la raíz matriz), primarias y secundarias (Tabla 1); y (2) aspectos morfológicos*:* raíces de sostén, raíz vertical (una o varias), en aguja, esqueléticas, de anclaje o de transporte; se consideraron macrorrizas, las raíces gruesas, con potencial de crecimiento radial y longitudinal, especializadas en conducción y sostén, y braquirrizas las raíces delgadas, con crecimiento determinado longitudinal y radial, y con funciones de absorción (Lyford & Wilson 1964, Kubicova 1967).

En cuanto a los vástagos, se midieron ángulos de orientación de las ramificaciones, tamaños de las hojas y la longitud del eje A1, y para los ejes de segundo orden en adelante para ca. de 5 -10 ejes. Cada tipo de eje caulinar fue descrito estadísticamente obteniendo su media y desviación estándar.

RESULTADOS

Para los sistemas de raíces y vástagos de *Vismia baccifera* fueron analizados 10 individuos juveniles, 22 adultos y 10 seniles. Mientras para los sistemas de raíces de *V. Macrophylla* fueron analizados 7 individuos juveniles, 20 adultos y 5 seniles.

Identificación y caracterización de los ejes que componen el sistema de raíces

Se identificaron cinco órdenes jerárquicos de ejes en *Vismia baccifera* y cuatro en *V. macrophylla*. El eje B1 de ambas especies es cónico-pivotante, fuertemente lignificado y medianamente sinuoso en las primeras fases de desarrollo, aunque luego la sinuosidad es baja; tiene crecimiento secundario y es macrorrícico (Tabla 1). Los ejes B2 de ambas especies cambian su forma a través del desarrollo, desde cilíndricos delgados hasta cónicos, pasando por cilíndricos gruesos. Su textura cambia desde mediana a fuertemente lignificada, con sinuosidad media. Son raíces esqueléticas, con crecimiento secundario, macrorrícicas, la mayoría ubicadas sobre A1 de manera proximal al cuello de la planta (Tabla 1).

Las raíces B3 varían desde débil- hasta medianamente lignificadas a través del desarrollo, su sinuosidad va de alta a media, su origen es secundario, son raíces macrorrícicas, y tienen engrosamiento secundario. En *Vismia baccifera* las raíces se distribuyen uniformemente a lo largo del eje matriz y tienen forma cilíndrica gruesa, mientras en *V. macrophylla* se distribuyen distalmente, y su forma es cilíndrica delgada (Tabla 1). Los ejes B4 en *V. baccifera* tienen características similares a los B3 de *V. macrophylla* excepto por su distribución uniforme a lo largo del eje matriz, y porque son débilmente lignificados (Tabla 1). Las raíces de orden B5 en *Vismia baccifera* y las B4 en *V. macrophylla* tienen forma filiforme, no se lignifican y presentan sinuosidad alta. Se distribuyen uniformemente sobre los ejes y son braquirrícicas (Tabla 1).

Arquitectura del sistema de raíces

Fase 1, plántula: Las plántulas de ambas especies poseen un eje B1 ortótropo, gravitrópico, de crecimiento monopódico, definido (Tablas 2, 3), que al entrar al suelo cambia levemente de dirección para después orientarse verticalmente (Figs. 1a, e; 2a). Sobre B1 se distribuyen irregularmente ejes de orden B5 en *V. baccifera* (Figs. 1a, 2a) y B4 en *V.*

macrophylla (Fig. 1e), alternándose con ejes B2 (ramificación de intercalación), de origen siléptico que posteriormente aumentan de tamaño (Figs.1a, e; 2a). Ambos tipos de raíces (B2 y B4 en *V. macrophylla*, B2 y B5 en *V. baccifera*) no pueden ser diferenciadas cuando la plántula acaba de germinar por su similitud inicial (Fig. 2a). La ramificación de los ejes B1 es principalmente basitónica (Tablas 2, 3).

Los ejes B2 tienen diferenciación plagiótropa, son diagravitrópicos y presentan crecimiento monopódico, indefinido (Figs. 1a,e; Tablas 2, 3). Las raíces de orden B5 de *Vismia baccifera* y B4 de *V. macrophylla* son gravitrópicas y agravitrópicas, con crecimiento monopódico, definido, efímeras y producidas constantemente por prolepsis sobre B1 y B2 (Figs.1a, e; Tablas 2, 3).

Fase 2, transición entre árbol juvenil y adulto: Los ejes B2 tienen ramificación monopódica, difusa, de origen siléptico, reiteran adaptativamente en B2' (Tablas 2, 3), y se extienden radialmente alrededor del B1(Fig. 2b). Las características arquitectónicas de los ejes B3 son similares a las de B2 (Figs. 1b,f; 2b; Tablas 2, 3); no obstante se diferencian por las características morfológicas como la forma del eje, el grado de lignificación, la posición que alcanzan las raíces con respecto al eje en que se ubican, y el tipo de modificación alcanzada (véase Tabla 1).

En *Vismia macrophylla* se completa la unidad arquitectónica del sistema de raíces cuando los ejes B3 se desarrollan sobre su matriz B2. Frecuentemente se observan sistemas donde no se distingue un eje B1, todos los ejes son horizontales y superficiales (B2), algunas veces crece una reiteración total (B1'), adaptativa y siléptica sobre alguno de estos B2.

Los ejes B1, B2 y B3 se bifurcan hacia su parte distal, o menos frecuentemente hacia su parte proximal, formando dos o más ejes equivalentes (reiteraciones totales, traumáticas y silépticas) que se denominan pseudodicotomías (Fig. 3a). Estas reiteraciones algunas veces son sucesivas sobre un mismo eje pero van disminuyendo de tamaño siguiendo la segunda regla de Corner (Hallé *et al.* 1978). Durante las fases de desarrollo I y II comienzan a diferenciarse de manera extemporánea al crecimiento del B1 (prolepsis) sobre el cuello del sistema, algunas raíces B2 y B1' adaptativas.

Tabla 1. Identificación y caracterización de los ejes que conforman el sistema de raíces de *Vismia baccifera* y *V. macrophylla* de acuerdo con la jerarquía de los ejes.

	V. baccifera					*V. macrophylla*			
	B1	**B2**	**B3**	**B4**	**B5**	**B1**	**B2**	**B3**	**B4**
Forma del eje	Cónico, pivotante	Cónico	Cilíndrico, grueso	Cilíndrico, delgado	Filiforme	Cónico, pivotante	Cónico	Cilíndrico, delgado	Filiforme
Textura[1]	Fuertemente lignificado	Fuertemente lignificado	Medianamente lignificado	Débilmente lignificado	No lignificado	Fuertemente lignificado	Fuertemente lignificado	Medianamente lignificado	No lignificado
Sinuosidad	Baja	Media	Media	Media	Alta	Baja	Media	Media	Alta
Origen del eje[2]	Primario	Secundario	Secundario	Secundario	Secundario	Primario	Secundario	Secundario	Secundario
Posición del eje[3]	-	Proximal	Uniforme	Uniforme	Uniforme	-	Proximal	Distal	Uniforme
Función	Macrorriza	Macrorriza	Macrorriza	Macrorriza	Braquirriza	Macrorriza	Macrorriza	Macrorriza	Braquirriza
Tipo de raíces modificadas	Raíz vertical	Esquelético	Transporte, anclaje	Transporte y absorción	Absorción	Vertical o esquelética	Esquelético	Transporte, anclaje	Absorción
Crecimiento secundario	Sí	Sí	Sí	Sí	No	Sí	Sí	Sí	No

1. Las raíces no lignificadas no poseen crecimiento secundario.
2. Primarias, la radícula. Secundarias cuando se desarrollan a partir de raíces primarias y de tallos (Jenik 1978).
3. Posición que ocupan las raíces con respecto al eje donde se ubican.

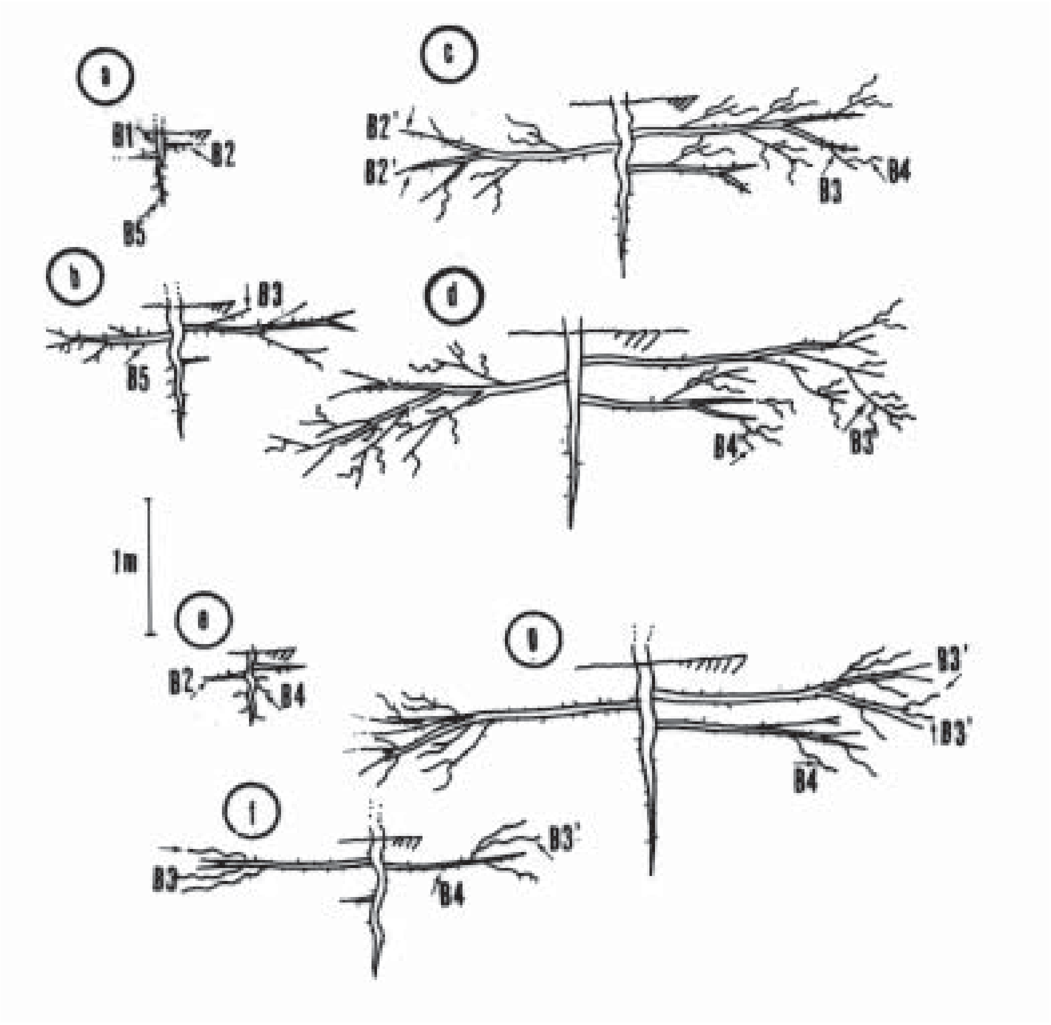

Figura 1. Diagrama arquitectónico del sistema de raíces de *Vismia baccifera* (a-d) y *Vismia macrophylla* (e-g). *Vismia baccifera* (a) plántula: sobre la raíz B1 se distribuyen irregularmente ejes de orden B5 alternándose con ejes B2; (b) transición juvenil a adulto: raíces B3 se desarrollan sobre su matriz B2; (c) adulto: las raíces B3 producen ejes B4, se completa la unidad arquitectónica; (d) senil: el sistema de raíces se extiende y ocupa cada vez más área a través de las pseudodicotomías. *Vismia macrphylla* (e) plántula: sobre la raíz B1 se distribuyen irregularmente ejes de orden B4 alternándose con ejes B2; (f) transición juvenil a adulto: raíces B3 se desarrollan sobre su matriz B2, se completa la unidad arquitectónica; (g) adulto: el sistema de raíces se extiende y ocupa un área mayor a través de las pseudodicotomías. Dibujos por David Emilio Restrepo, a partir de esquemas de campo de la autora.

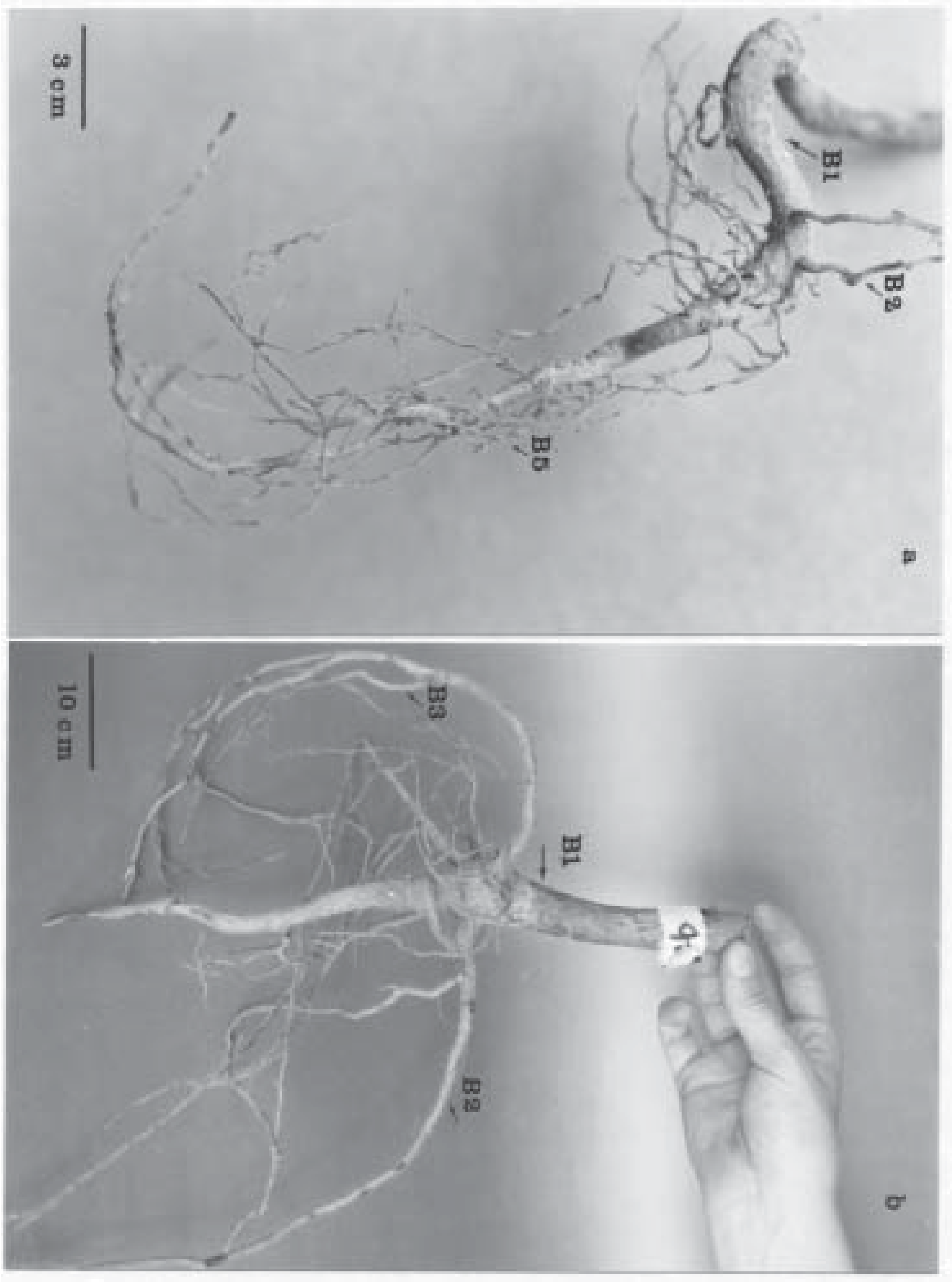

Figura 2. Arquitectura del sistema de raíces de *Vismia baccifera*. (a) Eje B1 cambiando de dirección al entrar al suelo; ejes B5 creciendo sobre B1 e intercalándose con ejes B2 (ramificación de intercalación). (b) Ejes B2 plagiótropos, esqueléticos y diagravitrópicos, con extensión radial sobre B1 y portando ejes B3.

Tabla 2. Descripción de ejes que forman la unidad arquitectónica del sistema de raíces de *Vismia baccifera.*

	B1	**B2**	**B3**	**B4**	**B5**
Tipo de crecimiento	Monopódico Definido	Monopódico Indefinido	Monopódico Indefinido	Monopódico Definido	Monopódico Definido
Diferenciación del eje	Ortótropo, gravitrópico	Plagiótropo, diagravitrópico	Plagiótropo, diagravitrópico	Plagiótropo secundario, diagravitrópico	Gravitrópico y agravitrópico
Longevidad	Larga	Larga	Media	Corta	Corta
Simetría del eje	Radial	Bilateral	Bilateral	Radial, secundariamente bilateral	Radial
Patrón de ramificación	Difuso	Difuso	Difuso	Difuso	-
Cronología de la ramificación	Siléptico	Siléptico	Siléptico	Siléptico	-
Posición de la ramificación	Basitónica	Acrotónica	Acrotónica	Acrotónica	-
Disposición de los ejes	Irregular	Alternas irregular en un plano	Alternas irregular en un plano	Alternas irregular, secundariamente en un plano	-
Formación de pseudodicotomías	Sí	Sí	Sí	No	No
Ángulo promedio ramificación (º)	70.89	47.39	43.2	52.22	-
Desviación estándar del ángulo (°)	20.12	24.21	22.10	28.60	-
Longitud promedio del eje (cm)	60.14	132.90	61.47	60.53	24.65
Desviación estándar de la longitud (cm)	38.57	117.02	60.01	64.60	23.37
DAB[1] promedio (cm)	2.75	3.00	1.08	0.56	0.34
Desviación estándar del DAB (cm)	2.42	2.20	1.05	0.55	0.42
Diámetro fractura (cm)	0.42	0.36	0.34	0.28	0.33
Desviación estándar del diámetro de fractura (cm)	0.56	0.38	0.41	0.26	0.19

1. DAB: diámetro de la inserción del sistema de raíces y el caulinar.

Fase 3, árbol adulto: En ambas especies el DAB promedio disminuye con el aumento en el orden de ramificación de los ejes, excepto para el eje B1 de *V. baccifera*, con DAB menor que el de B2 (Tabla 2). La longitud de B2 es mayor que el de B1 en ambas especies; en los órdenes B2 en adelante hay un descenso gradual en la longitud (Tablas 2, 3). Los diámetros de fractura también disminuyen con el aumento en el orden de ramificación, exceptuándose el caso de B5 de *V. baccifera* donde el valor es mayor que en B4, en *V. macrophylla* los diámetros son iguales para los órdenes B1 y B2 (Tablas 2, 3). Los ángulos de ramificación con valores más altos se encuentran sobre B1 (Tablas 2, 3).

En *Vismia baccifera* se completa la unidad arquitectónica cuando los ejes B3 producen ejes B4 y B5 (Figs. 1c, 3b), que crecen por silepsis y reiteran adaptativamente en B4' y B5', y que no pueden ser diferenciados inicialmente en esta fase debido a su similitud morfológica. Los B4 son escasos, monopódicos, plagiótropos secundarios, diagravitrópicos, y poseen simetría radial, secundariamente bilateral; la disposición de la ramificación es irregular, con B5 dispuestos principalmente en un plano (Tabla 2).

En *Vismia macrophylla* el sistema de raíces en esta etapa está en expansión, los ejes B2 se extienden explorando cada vez un área mayor (Fig. 1g).

El sistema de raíces de ambas especies es de tipo IV según la clasificación de Cannon (1949), las raíces laterales de primer orden (B2) están ubicadas en una zona cercana a la superficie, pero el eje B1 vertical puede variar considerablemente sus dimensiones. Según los modelos descritos por Jenik (1978) el más similar a ambas especies es el modelo de *Alstonia boonei* De Wild. (Apocynaceae) en el cual existen raíces esqueléticas hacia la superficie del suelo.

Los individuos encontrados sobre pendientes tienen dos ejes plagiótropos (B2) que se ubican de manera perpendicular a esta. Algunas veces los ejes B2 se orientan hacia arriba de la pendiente y otras raíces pequeñas (B2, prolépticas) se ubican pendiente abajo; en otros individuos dos de la raíces B2 se ubican una hacia arriba y la otra hacia abajo de la pendiente. Si los ejes silépticos B2 están concentrados hacia un lado de B1, entonces hay desarrollo compensatorio de ejes prolépticos del mismo orden (B2) en el sentido opuesto. Los ejes B2 y B3 silépticos, incluyendo las pseudodicotomías, generalmente crecen en un solo plano, dándole simetría bilateral al eje, mientras los

Tabla 3. Descripción de ejes que forman la unidad arquitectónica del sistema de raíces *Vismia macrophylla*.

	B1	B2	B3	B4
Tipo de crecimiento	Monopódico Definido	Monopódico Indefinido	Monopódico Indefinido	Monopódico Definido
Diferenciación del eje	Ortótropo, Gravitrópico	Plagiótropo, diagravitrópico	Plagiótropo, diagravitrópico	Gravitrópico y agravitrópico
Longevidad	Larga	Larga	Media	Corta
Simetría del eje	Radial	Bilateral	Bilateral	Radial
Patrón de ramificación	Monopódico Difuso	Monopódico Difuso	Monopódico Difuso	-
Cronología de la ramificación	Siléptico	Siléptico	Siléptico	-
Tipo de ramificación	Basitónica	Acrotónica	Acrotónica	-
Disposición de los ejes	Irregular	Alternas en un plano	Alternas en un plano	-
Formación de pseudodicotomías	Sí	Sí	Sí	No
Ángulo promedio ramificación (º)	75.09	43.71	43.30	-
Desviación estándar del ángulo(°)	23.53	28.16	30.84	-
Longitud promedio del eje (cm)	24.31	37.22	29.96	28.25
Desviación estándar de la longitud (cm)	8.09	36.29	25.11	24.89
DAB promedio (cm)	1.67	0.87	0.62	0.16
Desviación estándar del DAB (cm)	1.45	0.83	0.77	0.16
Diámetro de fractura (cm)	0.17	0.17	0.13	0.14
Desviación estándar del diámetro de fractura (cm)	0.11	0.24	0.16	0.17

ejes con reiteraciones prolépticas (principalmente los B5) crecen en todas direcciones por lo cual generan asimetría en el eje matriz.

Se observaron ejes B2 unidos a raíces de árboles más grandes, además de algunos brotes pequeños creciendo directamente de las raíces de *Vismia baccifera* en áreas abiertas, lo cual sugiere reproducción vegetativa. Algunos de los ejes B2 plagiótropos cambian su orientación original horizontal, se entierran en el suelo y ocurre una dediferenciación del eje hasta B1, comportándose ahora como ejes ortótropos.

Fase 4, árbol senil: para *Vismia macrophylla* no se encontraron individuos en esta etapa de desarrollo. En *V. baccifera* el sistema de raíces se extiende y ocupa cada vez más área a través de las pseudodicotomías (Fig. 1d). En individuos adultos se conservan pocas raíces esqueléticas en el sistema, la mayoría se observan en descomposición y son reemplazadas por pequeños ejes prolépticos. Con menor frecuencia algunas se descomponen hacia su parte distal.

Arquitectura del sistema caulinar de *Vismia baccifera*

Árboles del futuro: se encontraron árboles de *Vismia baccifera* con una altura del vástago hasta de 500 cm y un DAP entre 0.2-7 cm (Figs. 4a, b, c), mientras la raíz pivotante tuvo una profundidad máxima de 50 cm. En *V. macrophylla* la altura máxima de los vástagos fue de 250 cm y el DAP estuvo entre 0.1-1.3 cm, mientras que se halló una profundidad de la raíz hasta de 70 cm.

Fase 1, plántula sin ramificar: comprende individuos con eje epicotiledonar A1, ortótropo, de crecimiento monopódico inestable, continuo e indefinido, cuya filotaxia es espirodecusada, donde las hojas son opuestas, decusadas pero cada par va girando con respecto al anterior y disponiéndose de tal manera que forman una espiral (Figs. 4a, 5a; Tabla 4).

Algunas de las plántulas presentan arquitectura en “tenedor” o de “tipo bayoneta” (Figs. 5b,c). Son comunes las reiteraciones totales prolépticas (A1’) provocadas bien por traumatismos o bien por la desactivación del meristema apical.

Fase 2, juvenil: sobre el eje A1 aparecen las ramas A3. Los ejes A3 tienen crecimiento monopódico, continuo y exhiben plagiotropía secundaria; en este estado las láminas foliares se disponen todas en un plano por la torsión de los entrenudos (Figs. 4b, 6a; Tabla 4; cf. Ewan 1962, Robson 1998); el eje permanece con simetría radial, debido a que la disposición original de los pecíolos es decusada; asimismo la disposición anatómica de los tejidos vasculares en el eje no es distinta a la de un eje ortótropo. Los ejes A3 son de origen siléptico y reiteran adaptativamente formando A3’ prolépticos (Fig.4b), que aparecen difusamente a lo largo de A1. Los dos brotes de renuevo opuestos en cada nudo, no siempre se desarrollan al tiempo (Fig. 4b), lo cual contradice una de las leyes de Corner (Hallé *et al.* 1978). Durante esta fase se observa que las hojas de los A3 no se superponen con las de A1 (Fig. 6a).

Fase 3, transición entre árbol juvenil y adulto: sobre los ejes A1 comienzan a surgir, por ramificación difusa, ejes más largos (A2), plagiótropos secundarios y con simetría radial, de crecimiento continuo, indefinido y monopódico, y de duración media a prolongada (Tabla 4). A lo largo del eje A1, los ejes A2 están intercalados con los A3 (ramificación por intercalación; véase Vester 1997). La ramificación de A2 es monopódica, difusa, siléptica y reiteran adaptativamente formando A2’. En este estado se completa la unidad arquitectónica (Fig. 4c).

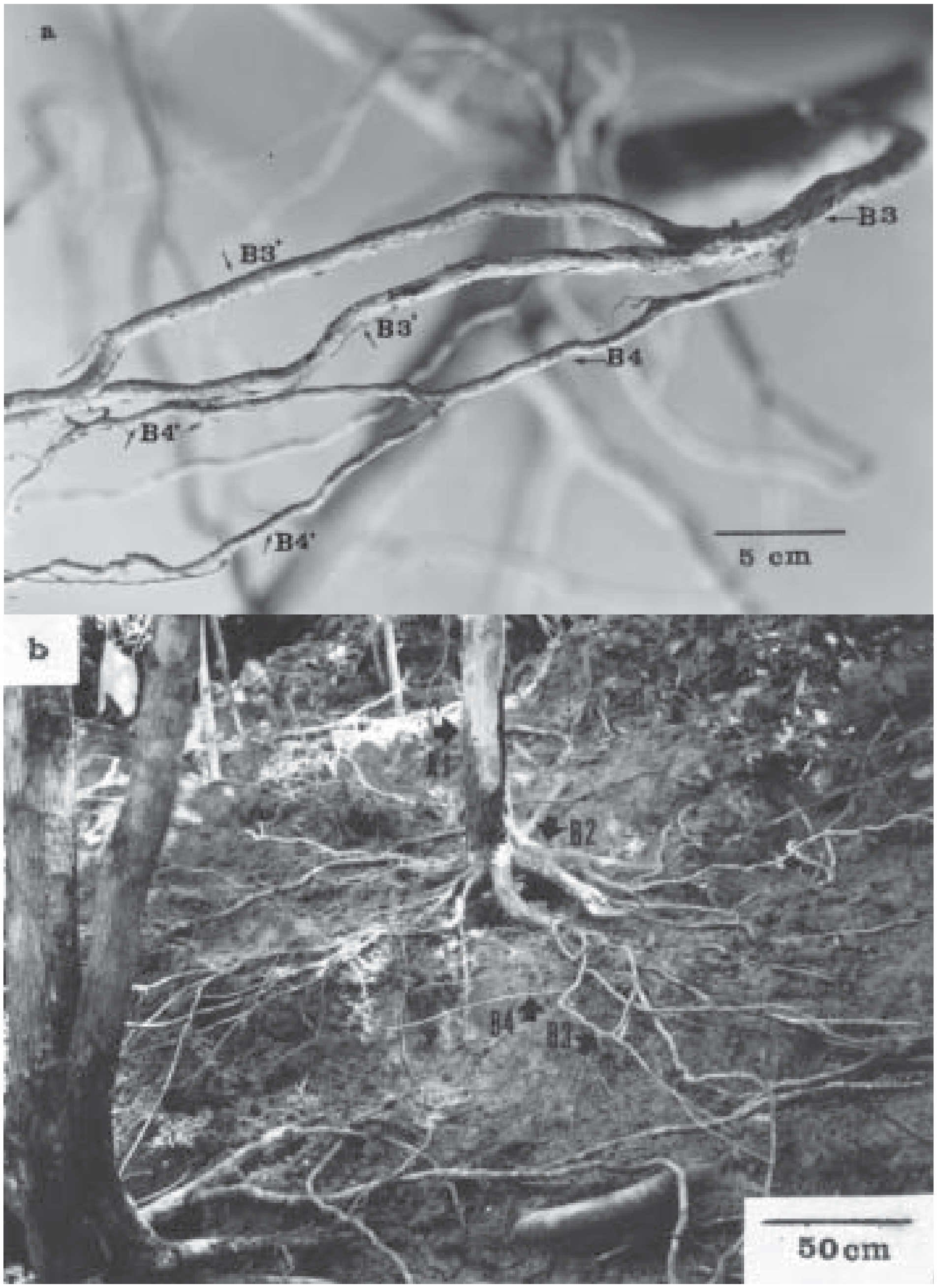

Figura 3. Sistema de raíces de *Vismia baccifera*. (a) Reiteraciones B3’ y B4’ parciales y traumáticas (pseudicotomías) creciendo a partir de ejes B3 y B4, respectivamente; nótese la disminución del tamaño con el aumento en la jerarquía del eje. (b) Disposición de las raíces hacia la superficie del suelo, en un solo nivel, nótese que el modelo arquitectónico aparece completo.

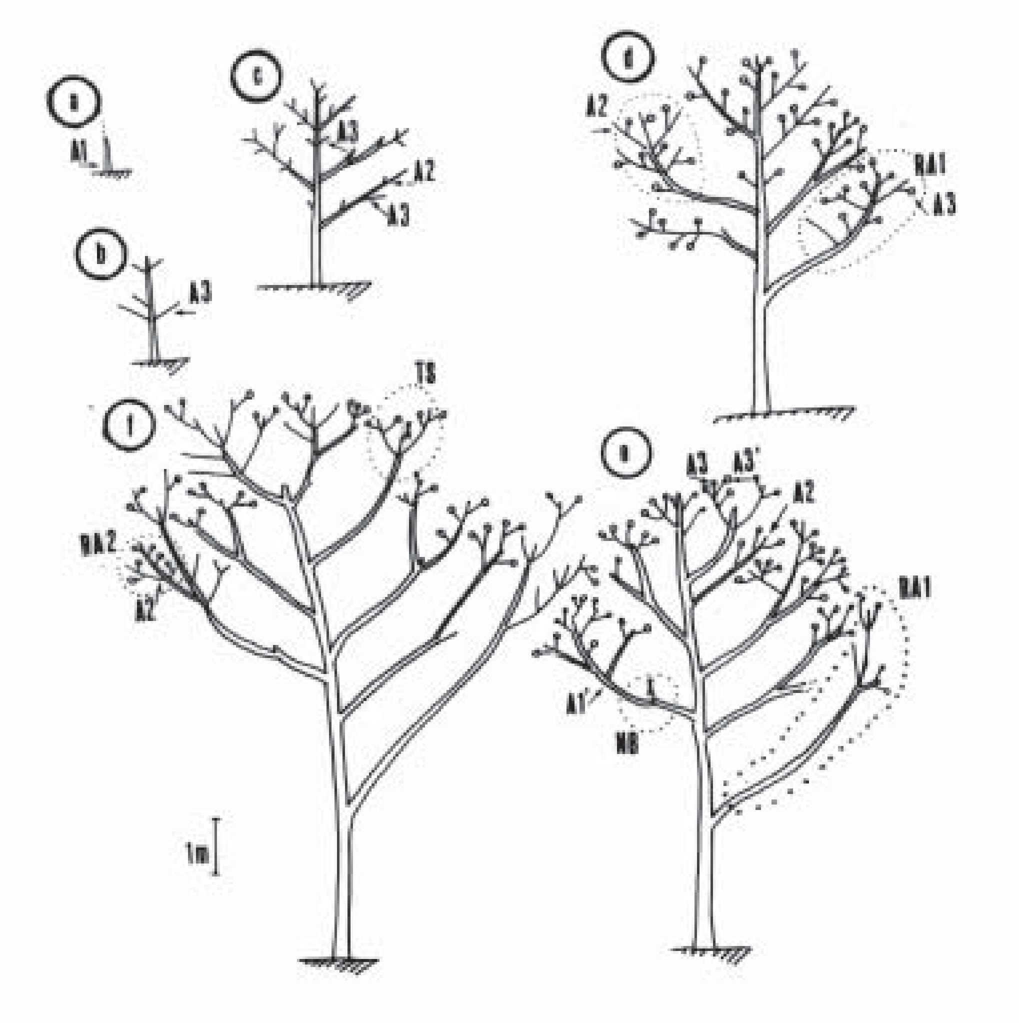

Figura 4. Diagrama arquitectónico del sistema caulinar de *Vismia baccifera* (a-f). (a) plántula sin ramificar; (b) juvenil: sobre el eje A1 crecen ejes A3; (c) transición entre juvenil y adulto: sobre el eje A1 crecen difusamente A2, intercalados con ejes A3; (d) adulto: los ejes A3 del vástago desarrollan una inflorescencia terminal, algunos ejes A2 difusos comienzan a comportarse como reiteraciones automáticas de primer orden (A1'); (e) adulto: los ejes A3 desarrollan ejes A3', se observan nudos bayoneta (NB); (f) árbol senescente: la mayoría de los individuos presentan arquitectura en «tenedor simple» (TS) y compuesto, la copa está fracturada, sobre las reiteraciones automáticas (RA) de primer orden se observa de forma difusa, algunos ejes A2 que se dediferencian hasta A1, formando las RA de 2do orden (RA2). X= ejes muertos. Dibujos por David Emilio Restrepo, a partir de esquemas de campo de la autora.

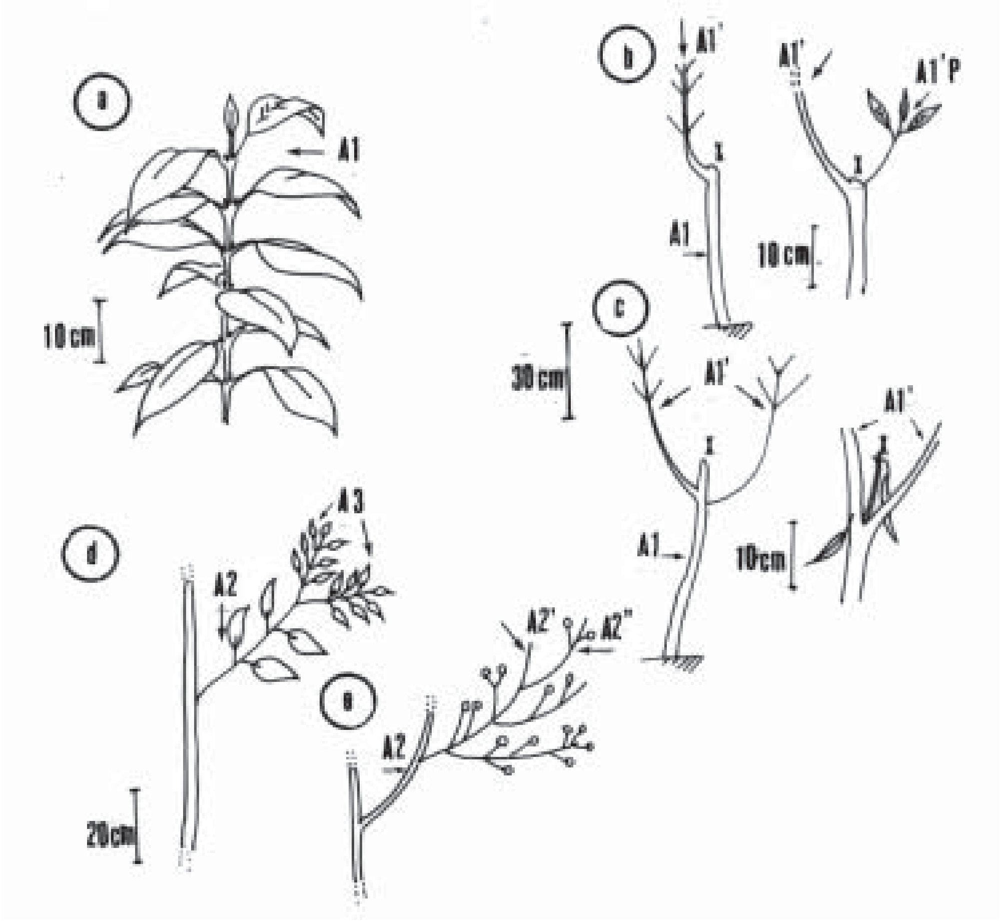

Figura 5. Detalles arquitectónicos del sistema caulinar de *Vismia baccifera* (a-e). (a) Filotaxia espiro-decusada de ejes A1. Tipos de reiteración, (b) «Nudo de bayoneta» y su respectiva ampliación en el lugar donde ocurre el daño o la desvigorización (x) del eje A1 (dibujo a la derecha), nótese una reiteración proléptica (A1'p), creciendo desde un meristema en latencia tiempo después de la formación del «nudo en bayoneta»; (c) arquitectura tipo «tenedor simple» y su respectiva ampliación en el lugar donde ocurre la fractura o desvigorización del eje A1, dibujo a la derecha, nótese que áun se conserva el eje A1 muerto (x), con un par de profilos secos que protegían el meristema. (d) Detalle de una pseudodicotomía: la yema terminal de A2 se cae por medio de una zona de abscisión, el crecimiento del eje se trunca y se desarrollan dos A3 inmediatamente subyacentes y en forma simultánea; (e) detalle de la construcción simpodica de ejes A2: cuando un eje A2 comienza a desarrollarse, su meristema se aborta o fractura, entonces un eje lateral se desarrolla, dicho meristema a su vez se aborta o fractura, y se desarrolla otro eje lateral al cual le ocurre lo mismo. Dibujos por David Emilio Restrepo, a partir de esquemas de campo de la autora.

Tabla 4. Descripción de ejes que forman la unidad arquitectónica caulinar de *Vismia baccifera*

	A1	**A2**	**A3**
Tipo de crecimiento	Monopodio inestable Continuo Indefinido	Monopodio o simpodi irregular Continuo Indefinido	Monopodio Continuo Definido
Diferenciación del eje	Ortótropo	Plagiótropo secundario	Plagiótropo secundario
Longevidad	Larga	Larga	Corta
Simetría del eje	Radial	Radial, secundariamente bilateral	Radial, secundariamente bilateral
Patrón de ramificación	Difuso	Difuso	-
Cronología de la ramificación	Siléptico	Siléptico	-
Posición de la ramificación	Acrotónica	Acrotónica	
Filotaxia	Espirodecusadas	Decusada, láminas secundariamente en un plano	Decusada, láminas secundariamente en un plano
Floración	No	No	Sí
Formación de tenedores o bayonetas	Sí	Sí	Sí
Ángulo promedio de ramificación(º)	60.61	55.04	-
Desviación estándar del ángulo (°)	16.90	14.03	-
Tamaño promedio de la hoja (cm)	15.21	13.76	11.67
Desviación estándar del tamaño de la hoja (cm)	2.35	2.68	3.05
Longitud promedio del eje (cm)	409.43	93.21	26.53
Desviación estándar de la longitud del eje (cm)	253.43	89.35	14.60

Algunas veces la yema terminal de A2 se cae por medio de una zona de abscisión, el crecimiento del eje se trunca y se desarrollan los A3 inmediatamente subyacentes dando lugar a una pseudodicotomía (Fig. 5d). Cuando un eje A2 comienza a desarrollarse, su meristema se aborta o fractura, entonces un eje lateral se desarrolla; dicho meristema a su vez se aborta o fractura, y se desarrolla otro eje lateral al cual le sucede lo mismo. Este tipo de ejes recibe el nombre de simpodios irregulares (Hallé *et al.* 1978), que se forman a partir de reiteraciones parciales del eje (Fig. 5e).

En los ejes A1 se observaron reiteraciones totales prolépticas y adaptativas, que se distinguen de la ramificación secuencial por su ángulo de orientación. Dichas reiteraciones se originan a partir de meristemas latentes protegidos por un par de prófilos, reducidos y densamente ferruginosos. Las yemas axilares, usualmente una o dos, son seriales y de desarrollo descendente. Es común encontrar dos A3 creciendo desde la axila de una hoja, la primera de las cuales es abaxial al eje matriz, y se desarrolla por silepsis, y la segunda por prolepsis (Fig. 6b).

Vismia baccifera crece conforme al modelo arquitectónico de Attims. Todos los ejes son de crecimiento continuo, hay una clara diferenciación entre un tronco monopódico y los ejes laterales, la ramificación es difusa y la floración es lateral al eje principal (Figs.4c,d). La longitud de los ejes, el tamaño promedio de la hoja y los ángulos de ramificación en

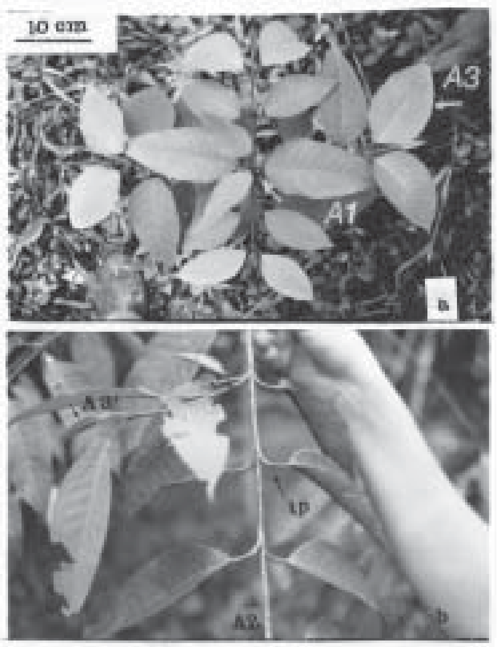

Figura 6. Detalles de la arquitectura caulinar de *Vismia baccifera*. (a) Vista superior de una planta juvenil con filotaxia espiro-decusada del eje A1 y plagiotropía secundaria de los ejes A3; nótese que las hojas no se superponen. (b) Eje A3' de origen proléptico, nótese que los dos A3 opuestos no se desarrollan sincrónicamente sobre A2; sin embargo, dos ejes A3 crecen desde un mismo nudo, uno siléptico y otro proléptico (yemas supernumerarias); tp, note la torsión de los pecíolos para disponer las láminas en un solo plano, a pesar de que la simetría del eje continúe siendo radial.

Vismia baccifera disminuyen a medida que aumenta el orden de ramificación (Tabla 4). De otra parte, los árboles de *V. macrophylla* observados por Vester (1997) en la Amazonía colombiana fueron clasificados bajo el modelo de Troll, donde la unidad arquitectónica se manifiesta cuando comienzan a observarse ejes plagiótropos que se superponen, y cuyos ejes principales son, en parte, los troncos mayores del árbol y en parte ramificaciones (Hallé & Oldeman 1970, Hallé *et al.* 1978).

Árboles del presente: los árboles observados de *Vismia baccifera* tuvieron un rango de altura total entre 500- 800 cm y un DAP entre 7-14 cm (Figs. 4d, e), mientras la profundidad de la raíz B1 varió entre 50 y 120 cm. En *V. macrophylla* la altura total hallada de los vástagos estuvo entre 250 - 900 cm y el DAP entre 4-14 cm, con una profundidad máxima de la raíz B1 que varió entre 70 y 200 cm.

Fase 4, árbol adulto con flores: los ejes A2 son más largos y más gruesos con respecto a la tercera fase de desarrollo, se están arqueados por su propio peso. Los ejes A2 también desarrollan ejes A2' prolépticos intercalados con A3. Los ejes A3 poseen una cima paniculada, terminal, con una panícula adicional en cada uno de los nudos distales. Hay una transición abrupta entre la zona vegetativa y la florífera de los ejes A3. Dentro de cada cima existen máximo cuatro órdenes de ramificación, todas sus ramificaciones son opuestas y la floración es basípeta. Los pedicelos tienen una zona de abscisión basal. Los botones florales de *Vismia baccifera* se desarrollan a principios de marzo, en el mes de abril ocurre la antesis. Para mayo, durante el comienzo de la estación lluviosa, los árboles fructifican, y durante los meses de junio y julio se observan gran cantidad de frutos maduros en el suelo. Mientras para *V. macrophylla*, en el área de trabajo la floración comienza en los meses de junio y julio, y a finales de agosto se presenta la fructificación, a diferencia de lo reportado por Vester (1997) para la Amazonía colombiana quien reporta floración y fructificación desde noviembre hasta abril.

Por otra parte, algunos ejes A2 difusos comienzan a comportarse como reiteraciones automáticas (RA) de primer orden, reorientándose para tomar una posición casi vertical, debido al proceso de metamorfosis (veáse Bell 1994), sobre las cuales hay un nuevo proceso de ramificación de intercalación, es decir que ejes A3 (efímeros) son intercalados con ejes A2 persistentes (Fig.4d), pero que eventualmente sufren autopoda por medio de una zona de abscisión basal.

En este estado, en la mayoría de los individuos, los nudos basales de los ejes A1 carecen de ramificación, por la frecuente autopoda; hacia la parte distal del eje aún se observan apéndices y algunas veces se conserva el meristema apical (Fig. 5d). No obstante, la arquitectura tipo "tenedor simple" o "de bayoneta" (*sensu* Hallé *et al.* 1978) es frecuente y se manifiesta por traumatismo en el eje o por la desactivación del meristema (Figs. 6 b, c). Además, se desarrollan reiteraciones totales a partir de la axila opuesta al nudo donde se exhibe la construcción "de bayoneta" (Fig. 6b).

Fase 5, árbol adulto: los individuos desarrollan ejes A1' prolépticos, básales en los ejes A1, algunos de los cuales se observan secos en algunos individuos, mientras en otros, dichas reiteraciones toman vigor rápidamente. Proliferan los "nudos de bayoneta" y "tenedores" compuestos, en el A1 y sus reiteraciones (Figs. 4e; 5b,c). La producción de hojas nuevas y de flores ocurre hacia la periferia de la copa, y el área fotosintética está compuesta principalmente por los ejes A3; pocas veces los A2 soportan hojas.

Las reiteraciones automáticas (RA) poseen ejes A3 que desarrollan distalmente ejes A3' silépticos y adaptativos (Fig. 4e). Los ejes A2 tienen ejes A2' que logran desarrollar ejes A3.

Árboles del pasado: la altura total de los árboles encontrados de *Vismia baccifera* varió entre 8 y 11 m y el diámetro entre 8-25 cm, mientras la profundidad de la raíz pivotante, entre 1.20 y 2m (Fig. 4 f). En *V. macrophylla* la altura total estuvo entre 9 y 10 m y el diámetro entre 5-20 cm, mientras la profundidad de la raíz pivotante logró hasta 2 m.

Fase 6, árboles seniles: los individuos presentan arquitectura en "tenedor compuesto" (Hallé *et al* 1978); donde dos o más reiteraciones totales conforman la copa. Sobre estas reiteraciones se forman 1-2 reiteraciones adicionales con arquitectura en "tenedor", las cuales muestran una reducción estructural desde reiteraciones arbustivas que exhiben una estructura similar a los individuos de la fase 5 hasta herbáceas similares a los de la fase 2 (Fig. 4f). La copa está fracturada y los ejes se observan desorganizados y no siguen una orientación particular.

Sobre las reiteraciones automáticas (RA) de primer orden, existen de forma difusa algunos ejes A2 que se dediferenciaron hasta A1, formando así las RA de segundo orden (Fig. 4f). En estas últimas se desarrollan ejes A2 que a su vez producen A3. Las RA de primer orden tienen arquitectura en "bayoneta" o "tenedor simple" hacia su parte distal (Fig. 4f). Las RA de 1er orden alcanzan una altura promedio hasta de 3.23 ± 1.31 m en un árbol del presente, mientras que la altura media de las RA de segundo orden es hasta de 3.07 ± 2.09 m. Los ángulos de ramificación son similares para los dos tipos de reiteraciones (55.93 ± 16.08º y 53.00 ± 14.11º respectivamente).

El 40% de los árboles del pasado estudiados mostraron reiteraciones totales basitónicas posiblemente de origen adaptativo y siléptico, en las cuales no fue posible distinguir el eje principal de las ramificaciones laterales. En ellos abundan ejes secos (algunos muy cortos), con pocas hojas, que con frecuencia sufren autopoda. Son escasas las reiteraciones automáticas de segundo orden y los ejes A2.

DISCUSIÓN

Arquitectura

En este estudio no se pudo establecer una diferenciación clara entre los árboles del presente y los del pasado, lo cual ya ha sido mencionado en otros estudios (véase Vester & Cleef 1998). Hallé *et al.* (1978) sugieren que la representación de árboles del presente y del pasado es a veces bastante subjetiva y que sería mucho más objetiva su definición cuando se examina la arquitectura del bosque como un todo. Al observar las raíces de los árboles de las dos especies de *Vismia* es difícil categorizarlos dentro del potencial de crecimiento en el bosque (árboles del futuro, presente o pasado).

En los sistemas de raíces y vástagos de *Vismia baccifera* y *V. macrophylla* existe la ramificación de intercalación, sin embargo estos procesos no fueron sincrónicos para ambos tipos de sistemas, en las dos especies estudiadas. En la ramificación de intercalación, se diferencian primero ejes de orden mayor con funciones de nutrición y reproducción en la planta. Este tipo de ramificación puede ser una estrategia para la ubicación de raíces de absorción, hojas, flores y frutos hacia la periferia de los sistemas (Atger & Edelin 1994, Vester 1997). Posiblemente, la ubicación periférica flores tiene posible incidencia sobre la dispersión de polen y semillas, mientras la ubicación periférica de hojas facilita la exposición a la luz de los órganos fotosintéticos. Así mismo, la ubicación periférica de raíces de absorción garantiza el mantenimiento de un área de absorción de nutrientes, sin distinción de jerarquías de ejes o fases de desarrollo en las que se encuentren los individuos; y puede asegurar mayor extensión del área de absorción en nuevos ambientes donde la disponibilidad de nutrientes sea variada.

El modelo arquitectónico para el tallo de *Vismia baccifera* se enmascara rápidamente a través del desarrollo. Los procesos de reiteración en dicha especie (arquitectura de bayoneta, tenedores y pseudodicotomización) son comunes tanto en el sistema de raíces como en el de tallos desde fases tempranas del desarrollo. La capacidad de adaptación al ambiente de los individuos puede estar dada a través de dichas repeticiones. La presencia de la reiteración proléptica observada afirma que las raíces puedan reexplorar el espacio, para suplir carencias, por ejemplo, en absorción y sostén; mientras en el vástago permite la renovación de ejes que portan apéndices, y participa en el aumento del área fotosintética. En ambos sistemas los ejes A1 edifican y sostienen ejes A2 que exploran (Atger & Edelin 1994).

En las especies estudiadas no fue posible encontrar una correspondencia cronológica en las etapas de desarrollo entre los sistemas de raíces y los caulinares. Resultados similares fueron reportados por Atger & Edelin (1994) en otras especies. Existen menos fases de desarrollo en las raíces (tres o cuatro fases) que en los vástagos (seis fases en *Vismia baccifera* y *V. Macrophylla*; cf. también Vester 1997). Fue detectado un mayor número de órdenes de ejes en los sistemas de raíces (cinco para *Vismia baccifera*, y cuatro para *V. macrophylla*) que en aquellos de los vástagos (tres para *V. baccifera*, y según Vester (1997) cuatro para *V. macrophylla*).

Arquitectura de los sistemas de raíces: la unidad arquitectónica en *Vismia macrophylla* se completa primero (fase 2) que en *V. baccifera* (fase 3), la que a su vez tiene una jerarquía más de ejes (Tabla1).

Una de las características común entre los sistemas de raíces para las dos especies estudiadas fue su distribución hacia la superficie del suelo (Figs. 1, 3b). Al igual que en la investigación realizada por Pavlis & Jenik (2000) en algunas especies de *Vismia* en la Amazonía colombiana, se encontró que la mayor concentración de raíces se da a una profundidad por debajo de 200 cm. Factores ambientales como la cantidad de agua, la gravedad (Jourdan *et al.* 2000), la penetración de la lluvia (Cannon, 1949), la concentración de nutrientes y la compactación del suelo (Jourdan *et al.* 2000, Pavlis & Jenik 2000), entre otros, podrían ser la causa del sistema de raíces superficial. Sin embargo no puede ser descartada la posibilidad de un mecanismo endógeno, donde exista una determinación genética para la construcción de las raíces y el anclaje al suelo de los árboles (Jourdan *et al.* 2000). No obstante, las raíces pueden considerarse como entidades oportunistas, donde su construcción depende tanto de características hereditarias de las especies así como de las propiedades del suelo (Atger 1991, Pavlis & Jenik 2000).

Las raíces esqueléticas (A2) de ambas especies tienen un patrón de extensión radial alrededor del eje A1 (Fig. 3b), similar a lo descrito para otras especies de *Vismia* en la Amazonía colombiana (Pavlis & Jenik 2000); todas son superficiales al suelo (profundidad máxima de A2 para *V. baccifera* 0.60 ± 0.39 m y para *V. macrophylla* 0.24 ± 0.08 m), y se ubican, principalmente, en un solo estrato (Fig. 3b). En individuos adultos y seniles se conservan pocas raíces esqueléticas en el sistema, característica que ha sido observada también en otras especies de *Vismia* (Pavlis & Jenik 2000). La parte basal de las raíces esqueléticas forma el sistema estructural requerido para el soporte y el anclaje (Coutts & Nicoll 1991), la longitud restante es útil en la fijación al suelo, la exploración y la absorción de nutrientes.

La profundidad de la raíz pivotante en las especies de *Vismia* estudiadas por Pavlis & Jenik (2000) varió entre 0.30 m para individuos juveniles y 1 m para individuos maduros, mientras que para las especies aquí estudiadas (*V. baccifera* y *V. macrophylla*) la profundidad máxima de la raíz pivotante en individuos maduros alcanzó hasta 2 m. Pavlis & Jenik (2000) reportan que las raíces con geotropismo positivo penetran más profundamente en *V. macrophylla* que en *V. japurensis*, especie que invierte más energía en raíces esqueléticas, que se expanden más de 5 m fuera de la proyección de la copa, mientras aquí la profundidad promedio de la raíz pivotante (A1) y la expansión de las raíces esqueléticas (A2) fue mayor para *Vismia baccifera* en comparación con los datos de *V. macrophylla* (Tablas 2, 3). Para este estudio el promedio en el DAB fue más alto en los ejes A1 y A2 de *V. baccifera* que en los de *V. macrophylla* (Tablas 2, 3). Todas las longitudes y tamaños cumplen con las reglas de Corner (Hallé *et al.* 1978).

Las posibles dicotomías observadas en las dos especies de *Vismia* pueden ser atribuidas a condiciones de anormalidad en el crecimiento del meristema terminal, el cual se bifurca, tal como sugiere Clowes (1961) en otros grupos de angiospermas. La ramificación dicotómica en las raíces de angiospermas también puede presentarse porque los meristemas apicales se dividen en dos o más, y forman meristemas independientes, cada uno con su propia caliptra (Clowes 1961). No obstante, es posible que en las raíces de *Vismia* ocurran pseudodicotomías con mayor frecuencia; estas se manifiestan como respuesta a cualquier tipo de daño mecánico, en cuyo caso constituyen reiteraciones traumáticas (Tomlinson & Gill 1977).

Ambas especies presentaron un sistema de raíces con características morfológicas y arquitectónicas similares (Tablas 1, 2, 3), entre tanto la arquitectura del vástago y la descripción de ejes aéreos fue distinta para las dos especies (cf. Vester 1997). La morfología de ejes en raíces presentó problemas relacionados con el muestreo estático y la ontogenia, esto dificultó la identificación temprana de los tipos de ejes. En etapas tempranas del desarrollo del sistema de raíces todas las jerarquías de ejes poseen características morfológicas similares, solamente hasta que los individuos alcanzan su madurez, es posible conocer la posición exacta de cada jerarquía de ejes y sus características. En ciertos estadios de desarrollo del árbol fue difícil distinguir el tipo de eje con el que se estaba trabajando, la categorización de estos fue hecha *a posteriori*.

Los modelos arquitectónicos para el sistema de raíces de *Vismia baccifera* y *V. macrophylla* no son totalmente iguales a los encontrados en la literatura; además, la información encontrada es bastante general (Cannon 1949, Jenik 1978) para realizar una clasificación dentro de un modelo determinado, la descripción del modelo de *Alstonia boonei* (Jenik 1978) es incompleta en ambas especies de *Vismia*. Por ejemplo, características como las raíces gravitrópicas cortas, aunque existen en las 2 especies, no son abundantes ni fundamentales en su arquitectura, mientras en otras especies del género las raíces gravitrópicas sí caracterizan los sistemas (Pavlis & Jenik 2000). Jenik (1978) propuso los primeros modelos arquitectónicos para raíces; sin embargo, más que modelos arquitectónicos donde se observe el plan de construcción a través del desarrollo de los individuos, lo que se describe en su trabajo es la arquitectura de raíces, principalmente aéreas, de ciertas plantas en su madurez.

Las descripciones del sistema de raíces de dos especies de *Vismia* realizadas en este trabajo tienen similitud con las observaciones de Atger & Edelin (1994) para *Anaxagorea dolichocarpa* Sprague & Sandwith (Annonaceae) y *Cecropia obtusa* Trécul. (Cecropiaceae), donde también se encontró la ramificación por intercalación (Atger 1991). Esto sugiere que dichos sistemas pueden ser conservados a través de la evolución de los distintos grupos de plantas angiospermas, aunque la similitud encontrada entre especies podría ser el resultado de convergencias evolutivas en la construcción, tal y como se observa en los modelos caulinares.

Arquitectura del vástago: en *Vismia baccifera* todos los ejes que exhiben ortotropía al formarse las reiteraciones automáticas, forman una copa pequeña, cerrada, con una superposición de los ejes donde los apéndices fotosintéticos no pueden ser expuestos eficientemente al sol; sin embargo, la especie fue encontrada en áreas abiertas con alta exposición a la luz, y probablemente sus características arquitectónicas no son una limitación para la obtención de energía. En algunos de los árboles del pasado (40% del total de árboles del pasado analizados) se observaron reiteraciones totales, adaptativas y basitónicas, que le dan mayor amplitud a la copa, lo que coincide con las reiteraciones totales (A1’) y basitónicas que se encontraron sobre los individuos en la mayoría de las etapas de construcción.

En *Vismia baccifera* al igual que en *V. japurensis*, *V. glaziovii* y *V. laxiflora* (Vester 1997, 1999) es frecuente la desactivación del meristema apical formando monopodios inestables (Oldeman 1974), el eje A1 es relevado por otro (arquitectura “de bayoneta”) o por otros dos (arquitectura en “tenedor”) ejes A2 dediferenciándose hasta A1. “La inherente ortotropía de todos los ejes permite una rápida sustitución del meristema apical por laterales que toman el control de la construcción” (*sensu* Tomlinson 1986, Vester 1997). La frecuente autopoda que se presenta en *V. baccifera* sobre ejes y apéndices tiene como efecto principal sobre la arquitectura. La remoción del follaje terminal llevando en muchos casos a un patrón de ramificación simpódica irregular (sobre A2) o monopódica inestable (sobre A1). La caída del meristema terminal es variable de acuerdo con las condiciones de crecimiento, principalmente la temperatura, la humedad y algunos factores nutricionales; en condiciones adversas la abscisión del meristema terminal será más probable (Addicott 1982).

Los A2 de *V. baccifera* presentaron alta autopoda, factor que los hizo difíciles de identificar en el campo**.** Vester (1997) también mencionó la dificultad de observar este tipo de ejes en *V. macrophylla*, además encontró que no hay una clara distinción entre los ejes A2 y A3 para *V. japurensis* descrita bajo el modelo de Roux. En *V. baccifera* los A3 son difíciles de ubicar dentro del modelo. Ellos poseen inflorescencias terminales y subterminales, que podrían ser jerarquizadas como un conjunto distinto de ejes.

Sobre A2 y A3 crecen ejes cortos (menores de 10 cm), de origen proléptico que tienen un ángulo de ramificación pequeño, con 1-2 pares de hojas reducidas, los cuales terminan en una inflorescencia cimosa, paniculada bastante reducida. Este tipo de ejes también fue descrito por Vester (1997) para *V. macrophylla*, pero aquí no han sido jerarquizados como otra categoría adicional (i. e. A4) debido a que solo un 10% de los árboles del presente analizados en este trabajo los presentaron y en muy baja cantidad (menos de 5-6 ejes por árbol).

Por otra parte, existe una limitación de los modelos para explicar satisfactoriamente el desarrollo de una especie debido a que éstos son bastante generales (Barthélémy 1991), sin embargo la unidad arquitectónica es la que otorga precisión al modelo. La plagiotropía secundaria genera ambigüedad y subjetividad al escoger el modelo arquitectónico para *Vismia baccifera*. La disposición original de los pecíolos y las yemas en esta especie, confirma la simetría radial de los ejes; no obstante, la disposición de los apéndices es parcialmente bilateral. Para la distinción del modelo es necesario conocer la diferenciación de los ejes (plagiótropos u ortótropos); sin embargo la categoría intermedia de plagiotropía secundaria no existe. Si los ejes se interpretan como plagiótropos el modelo indicado sería el de Roux como fue descrito por Vester (1997), pero si los ejes se interpretan como ortótropos, el modelo indicado sería el de Attims (Hallé *et al.* 1978). Se decidió elegir este último modelo porque algunos de los ejes laterales A2 se dediferencian hasta A1, repitiendo totalmente el modelo (A1’), en este sentido en este trabajo todos los ejes se interpretan como ortotropos**, (**y la plagiotropía secundaria como una excepción de la ortotropía**)** debido a que la única característica arquitectónica que comparte con los ejes plagiotropos es la disposición secundaria en un plano de las láminas foliares. Por el contrario los verdaderos ejes plagiótropos tienen una fuerte diferenciación y difícilmente podrían comportarse como ortótropos durante su desarrollo (Hallé *et al.* 1978).

La metamorfosis y la reiteración automática en *Vismia baccifera* son dos procesos que tienen relación con el tipo de modelo encontrado, es decir el de Attims (cf. Hallé & Oldeman 1970), donde la posibilidad de que exista dediferenciación de un eje A2 (plagiótropo secundario) hasta un eje A1 (ortótropo) es más alta, si se compara con ejes A2 plagiótropos del modelo de Roux. El desarrollo de yemas supernumerarias en *Vismia baccifera* es bastante similar al descrito por Tomlinson & Gill (1969) para algunas especies de *Rhizophora* L. (Rhizophora), las cuales poseen el mismo modelo arquitectónico de Attims (cf. también Tomlinson 1986) que la especie en cuestión. En algunas especies de *Rhizophora* la ramificación lateral repite el patrón de construcción y de ramificación del eje principal formando reiteraciones automáticas, tal como ocurre en *Vismia*. Tomlinson (1986) reporta que los manglares tienen baja capacidad para reproducción vegetativa, pero algunas veces hay producción de brotes desde las raíces esqueléticas de los árboles.

También, el tipo de ramificación fue otra de las características con la que se presentó ambigüedad a la hora de elegir el modelo. *Vismia baccifera* tiene ramificación difusa sobre el eje A1, sin embargo fue necesario elegir entre ramificación rítmica (modelo de Rauh) y ramificación continua (modelo de Attims), para tomar una decisión sobre el modelo que mejor representaba la especie. Se determinó que la ramificación era la de tipo continuo debido a que no se encontró ningún indicio de latencia de los meristemas, además se utilizó el criterio de que dentro de un ambiente uniforme es frecuente la condición de crecimiento y ramificación continua de los ejes, pero es más usual que la ramificación aparezca difusamente (*sensu* Tomlinson 1986). Sin embargo Hallé *et al.* (1978) sostienen que la discontinuidad en la ramificación es en sí misma una manifestación de crecimiento rítmico, y que el crecimiento difuso no puede ser considerado como una condición intermedia entre crecimiento rítmico y continuo. Vester (1999) encontró en *Vismia macrophylla* una ramificación continua o difusa, al igual que en *V. baccifera* (Tabla 4). *V. confertifolia* y *V. ferruginea* fueron descritas por Hallé & Oldeman (1970) bajo el modelo de Mangenot, debido a que la construcción del eje A1 fue interpretada como un simpodio; sin embargo, Vester (1997) señaló que estas especies podrían incluirse bajo el modelo de Roux, teniendo en cuenta que se trata de monopodios inestables. En el presente trabajo se considera que los ejes A1 de *V. baccifera* también se comportan como monopodios inestables, mientras los A2 algunas veces se comportan como simpodios irregulares (Hallé *et al.* 1978).

CONCLUSIÓN

Los sistemas subterráneos y aéreos de las especies estudiadas de *Vismia* presentan una construcción básica que no cambia entre los individuos de la misma etapa de desarrollo; sin embargo, algunas de las características arquitectónicas pueden variar dentro del sistema en cuestión de acuerdo con los requerimientos específicos del individuo en determinado ambiente. Los sistemas de raíces de *V. baccifera* y *V. macrophylla* son superficiales y presentan algunas características de reiteración similares a las encontradas en el vástago de ambas especies. Los ejes del vástago de *V. baccifera* son inestables en su crecimiento**,** los árboles sufren daños y son frecuentes los procesos de reiteración.

No existió coincidencia ni simultaneidad entre las etapas de desarrollo de ambos tipos de sistemas para las dos especies estudiadas. Sin embargo, es importante considerar que un árbol está constituido de un vástago y un sistema de raíces, y que independiente de la dificultad metodológica que represente la observación de cada sistema los estudios arquitectónicos deberían considerar más a menudo el incluir los sistemas de raíces en sus observaciones. La construcción de raíces y vástagos en ambas especies presenta claras diferencias; tres factores pueden ser la causa de estas, la historia evolutiva de cada sistema, la diferencia de ambientes en los que se han desarrollado a través de esa historia y la ontogenia. Este último factor es el que permite observar los individuos de una especie como entes dinámicos a través del desarrollo de su construcción, y en la arquitectura de árboles es una de las herramientas fundamentales que hace que dicha disciplina brinde gran cantidad de información de suma importancia en el análisis morfológico de las especies. De otro lado, el sistema de raíces de una planta brinda información sobre caracteres morfológicos y ecológicos poco estudiados, haciendo que las interpretaciones a nivel adaptativo se logren correlacionar con caracteres estructurales**.**

AGRADECIMIENTOS

Este artículo hace parte de la tesis de pregrado de la autora para optar al título de bióloga**.** Se quiere agradecer muy especialmente: a la Universidad de Antioquia por el aporte económico para la realización del presente trabajo, a las Empresas Públicas de Medellín y al Herbario de la Universidad de Antioquia (HUA) por el apoyo logístico, a Ricardo Callejas del Instituto de Biología de la Universidad de Antioquia (Medellín, Colombia), a Favio González del Instituto de Ciencias de la Universidad Nacional de Colombia (Bogotá, Colombia) y a Jindrich Pavlis de la Universidad de Mendel (Praga, República Checa) por sus comentarios, su apoyo y por su amable revisión del manuscrito. A Santiago Madriñán de la Universidad de los Andes (Bogotá, Colombia), por el apoyo en la fase inicial del proyecto. A David Restrepo de la Universidad Nacional de Colombia (Medellín, Colombia) por los dibujos, la ayuda en el campo y las provechosas discusiones sobre el tema, a los evaluadores anónimos que realizaron las correcciones del manuscrito, y a todas las personas que colaboraron en las observaciones, las colecciones, las ilustraciones, el análisis, y en general en toda la fase de campo de este trabajo.

LITERATURA CITADA

ADDICOTT, F. T. 1982. *Abscission*. University of California Press, Berkeley, California.

ARBER, A. 1930. Root and shoot in the angiosperms: a study of morphological categories. New Phytologist 29(5): 297-315.

ARIAS, T. 2002. Arquitectura de los sistemas de raíces y vástagos en dos especies de *Vismia* (Hypericaceae) en un bosque húmedo tropical. Tesis de pregrado biología. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Instituto de Biología, Universidad de Antioquia, Medellín.

ATGER, C. 1991. L'architecture racinare est-elle influence par le milieu? Págs. 71-84 en: C. Édelin (ed.). L'arbre : Biologie et developpement. Naturalia Monspeliensia suplemento sin número, Montpellier.

ATGER, C. & C. ÉDELIN. 1994. Premières donnés sur l' architecture comparée des systèmes racinares et caulinares. Canadian Journal of Botany 72: 963-975.

BARTHÉLÉMY, D. 1991. Levels of organization and repetition phenomena in seed plants. Acta Biotheoretica 39: 309-323.

BELL, A. D. 1991. *Plant form: An illustrated guide to flowering plant morphology.* Oxford University Press, Oxford.

BELL, A. D. 1994. A summary of branching process in plants. Págs. 119-142 en: D.S. Ingram & A. Hudson (eds.). Shape and form in plants and fungi. The Linnean Society of London, Londres.

BELL, A. D. & P. B. TOMLINSON. 1980. Adaptative architecture in rhizomatosus plants. Botanical Journal of the Linnean Society 80(2) :125-180.

BERRUET, L. M. & L. M. LOAIZA. 2001. Cálculo del tamaño de muestra, estimación de las existencias de carbono y proyectos MDL para los bosques en el área de influencia del proyecto hidroeléctrico Porce II. Universidad Nacional de Colombia, Facultad Ciencias Agropecuarias, Departamento de Ciencias Forestales, Medellín.

CANNON, W. A. 1949. A tentative classification of systems roots. Ecology 30(4): 542-548.

CLOWES, F. A. & M. A. PHI. 1961. *Apical meristems*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.

COUTTS, M. P. & B. C. NICOLL. 1991. Development of the surface roots of trees. Págs. 61-70 en: C. Édelin (ed.). L'arbre: Biologie et developpement. Naturalia Monspeliensia suplemento sin número, Montpellier.

DE CASTRO E SANTOS, A. 1980. Essai de classification de arbres tropicaux selon leur capacité de reitération. Biotropica 12 (3): 187-194.

EWAN, J. 1962. Synopsis of the south American species of *Vismia*. Bulletin of the United States National Museum. Smithsonian Institution, Washington D.C.

GOETHE, J. W. 1790. Versuch die Metamorphose der Pflanzen zu erklären. Gotha. Citádo por: Arber, A. 1930. Root and shoot in the angiosperms: a study of morphological categories. New Phytologist 29(5): 297-315.

GRAY, A. 1887. *Structural Botany*. Sixth edition. Citádo por: Arber, A. 1930. Root and shoot in the angiosperms: a study of morphological categories. New Phytologist 29(5): 297-315.

HALLÉ, F. & R. A. OLDEMAN. 1970. Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux. Kuala Lumpur: Penerbit, University of Malaya. Masson, París.

HALLÉ, F., R. A. OLDEMAN & P. B. TOMLINSON. 1978. *Tropical trees and forest: An architectural analysis*. Springer Verlag, Berlin.

JARAMILLO, D. F. 1989. Estudio general de suelos, erosión y uso potencial agropecuario para los proyectos hidroeléctricos Porce II y III. Empresas Públicas de Medellín, reporte interno, Medellín.

JENIK, J. 1978. Root and roots systems in tropical trees: Morphologic and ecologic aspects. Págs. 323-349 en: P. B. Tomlinson & M. H. Zimmermann (eds.). Tropical trees as living systems. Cambridge University Press, Cambridge.

JIMÉNEZ, E. 2000. Arquitectura de tres especies de Myristicaceae en dos bosques de la región de Araracuara (Amazonía Colombiana). Tesis de pregrado Ingenieria Forestal, Universidad Nacional, Medellín.

JIMÉNEZ E. M., A. C. M. LONDOÑO & H. M. F. VESTER. 2002. Descripción de la arquitectura de *Iryanthera tricornis*, *Osteophloeum platyspermun* y *Vilora pavonis* (Myristicaceae). Caldasia 24 (1): 65-94.

JOURDAN, C., N. MICHAUX-FERRIÉRE & G. PERBAL. 2000. Root system architecture and gravitropism in the oil palm. Annals of Botany 85: 861-868.

KUVICOBA, J. 1967. Contribution to the classification of root systems of woody plants. Preslia 39: 236-243.

LARSEN, P. 1962. Geotropism an introduction. Vol. 17, págs. 34-73 en: W. Rudhland (ed.). Enciclopedia of plant physiology. Springer Verlag, Berlin.

LYFORD, W. H. & B. F. WILSON. 1964. Development of the root system of *Acer rubrum* L. Harvard Forest Paper 10: 1-17.

OLDEMAN, R. A. 1974. L'architecture de la forêt guyanaise. Mémories ORSTOM Nº 73: 204. ORSTOM, París.

OLDEMAN, R. A. 1989. Biological implications of Leguminous tree architecture. en: C. H. Stirton & J. L. Zarucchi (eds.). Advances in Legume biology. Monographs in Systematics and Botany of the Missouri Botanical Garden 29: 17-34.

PAVLIS, J. & J. JENIK. 2000. Roots of pioneer trees in the Amazonian rain forest. Trees-Structure & Function 14(8): 442-455.

ROBSON, N. K. B. 1998. *Vismia*. Vol. 4, págs. 322-329 en: J. Steyermark, P. E. Berry & B. Holst (eds.). Flora of the Venezuelan Guayana. Missouri Botanical Garden Press, Missouri.

ROMBERGER, J. A. 1963. Meristems, growth, and development in woody plants. An analytical review of anatomical, physiological, and morphogenic aspects. USDA Forest Service, Technical Bulletin $N_{O.}$ 1293, Beltsville, USA.

SIERRA, C. 2001. Biomasa de raíces en el área de influencia de la central hidroeléctrica Porce II. Tesis de pregrado Ingeniería Forestal, Universidad Nacional de Colombia, Medellín.

TOMLINSON, P. B. & A. M. GILL. 1969. Studies on the growth of Red Mangrove (*Rhizophora mangle* L.) 1. Habit and general morphology. Biotropica 1(1): 1-9.

TOMLINSON, P.B. & A.M. GILL. 1977. Studies on the growth of Red Mangrove (*Rhizophora mangle* L.) 4. The adult root system. Biotropica 9(3):145-155.

TOMLINSON, P.B. 1986. The botany of mangroves. Cambridge University Press, Cambridge.

TOMLINSON, P. B. 1987. Architecture of tropical plants. Annual Review of Ecology and Systematics 18: 1-21.

URREGO, D. H. & C. GONZÁLEZ (eds.). 2000. Estudios ecológicos en el área de influencia del proyecto hidroeléctrico Porce II. Empresas Públicas de Medellín – Universidad Nacional de Colombia, Medellín.

VESTER, H. F. M. 1997. The trees and the forest. The role of the architecture in canopy development: a case study in secondary forest (Araracuara, Colombia). Tesis (Ph. D.). Universidad de Amsterdam, Amsterdam.

VESTER, H. F. M. & A. M. CLEEF. 1998. Tree architecture and secondary tropical rain forest development. Flora 193: 75-97.

VESTER, H. F. M. 1999. Architectural diversification within the genus *Vismia* (Clusiaceae) in the Amazonian rain forest (Araracuara, Colombia). Págs. 147-158 en: M. H. Kurmann & A. R. Hemsley (eds.). The evolution of plant architecture. Royal Botanic Gardens, Kew, Londres.

WULLSCHLEGER, S. D., J. P. LYNCH & G. M. BERNTSON. 1994. Modeling the below ground response of plants and biota edaphic and climatic change- what can we expect to gain? Plant and Soil 165:149-160.

Recibido: 15/12/2003
Aceptado: 21/07/2004